中国生态农业学报 2016 年 11 月 第 24 卷 第 11 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Nov. 2016, 24(11): 1529−1538



DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.160421

# 低温胁迫下内源 ABA、GA 及比值对白菜型和甘蓝型冬油菜抗寒性的响应*

刘海卿[1†] 方 园[1†] 武军艳[1] 陈 奇[1] 孙万仓[1**] 刘自刚[1] 方 彦[1]
米 超[1] 蒲媛媛[1] 赵艳宁[1] 董小云[1] 曾秀存[2] 许耀照[2]

(1. 甘肃省油菜工程与技术研究中心/甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室/甘肃省干旱生境作物重点实验室/甘肃农业大学农学院 兰州 730070; 2. 河西学院农业与生物技术学院 张掖 734000)



**摘 要** 为阐明低温胁迫下激素含量对冬油菜枯叶期的调控和对抗寒性的响应，为冬油菜抗寒性研究提供依据，以 8 份不同抗寒等级的白菜型和甘蓝型冬油菜为材料，利用盆栽试验，待幼苗长至 5~6 片真叶时在人工气候箱中进行低温处理(25 ℃、10 ℃、2 ℃、−5 ℃)，分析低温胁迫后冬油菜内源 ABA、GA 含量和叶绿素的变化。回归分析表明温度与 ABA 含量存在显著的负相关，回归方程符合 $y=-ax+b$，随着温度的降低，内源 ABA 含量呈先缓慢(10 ℃)后迅速上升(2 ℃、−5 ℃)的趋势，且温度处理间、温度与品种互作间差异极显著；由于激素间的拮抗作用 GA 含量变化则恰好相反。当在 0 ℃以上低温时，品种间 ABA 含量无明显差异，当温度降到−5 ℃，白菜型冬油菜 ABA 含量明显高于甘蓝型，抗寒性强的品种高于抗寒性弱的品种。ABA 含量的升高导致叶绿素含量的变化，随着温度降低，叶绿素含量呈先降低后增加的趋势，但总体呈下降趋势，且白菜型冬油菜和甘蓝型冬油菜之间存在不同的响应机制，这种作用使白菜型冬油菜叶绿素含量低于甘蓝型冬油菜，导致白菜型冬油菜枯叶期提前，提早进入越冬期，增加了对低温冻害的御性和避性。因此，随着温度的降低冬油菜叶片 ABA 含量上升，叶绿素降解，白菜型冬油菜更早进入枯叶期，枯叶期较早和降温后 ABA 含量高是白菜型冬油菜抗寒性较强的主要原因。

**关键词** 白菜型 甘蓝型 冬油菜 ABA GA 叶绿素 低温胁迫 抗寒性
**中图分类号:** S565.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)11-1529-10

# Response of endogenous ABA and GA to cold resistance of *Brassica rapa* L. and *Brassica napus* L.*

LIU Haiqing[1†], FANG Yuan[1†], WU Junyan[1], CHEN Qi[1], SUN Wancang[1**], LIU Zigang[1], FANG Yan[1], MI Chao[1], PU Yuanyuan[1], ZHAO Yanning[1], DONG Xiaoyun[1], ZENG Xiucun[2], XU Yaozhao[2]

(1. Gansu Rapeseed Engineering Research Center / Gansu Key Laboratory of Crop Improvement and Germplasm Enhancement / Gansu Provincial Key Laboratory of Arid Land Crop Science / College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. College of Agronomy and Biotechnology, Hexi University, Zhangye 734000, China)

**Abstract** Cold resistance is critical in winter rapeseed production in northern China. The abscisic acid (ABA) plant hormone,

* 国家自然科学基金项目(31460356, 31560397, 31660404)、农业部产业技术体系项目(CARS-13)、国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2015CB150206)、国家农业科技成果转化项目(2014G10000317)、“油菜杂种优势利用技术与强优势杂交种创制”项目(2016YFD0101300)和甘肃省自然科学基金项目(145RJZG050, 1506RJZG051)资助
† 同等贡献者：刘海卿，研究方向为冬油菜抗寒性研究，E-mail: 1289754164@qq.com；方园，研究方向为冬油菜抗寒性研究，E-mail: 1032400251@qq.com
** 通讯作者：孙万仓，主要研究方向为油菜育种及十字花科植物资源研究。E-mail: 18293121851@163.com
收稿日期：2016−05−07 接受日期：2016−06−23
* Funded by the National Natural Science Foundation of China (31460356, 31560397, 31660404), the China Agriculture Research System (CARS-13), the National Basic Research Program of China (973 Program) (2015CB150206), the National Agricultural Science and Technology Achievements Transformation Projects (2014G10000317), ‘the Rapeseed Heterosis Utilization Technology and Strong Advantage Creation of Hybrid’ (2016YFD0101300), the Natural Science Foundation of Gansu (145RJZG050,1506RJZG051)
† Equal contributors
** Corresponding author, E-mail: 18293121851@163.com
Received May 7, 2016; accepted Jun. 23, 2016

also known as "stress hormone" is an important signal molecule for the regulation of plant cold resistance. Study of possible regulatory mechanisms of endogenous ABA and GA is needed to develop a valuable insight into the mechanism of cold resistance both in winter rapeseed *Brassica rapa* L. and *Brassica napus* L. Thus we investigated the regulation of endogenous hormones in cold-resistance using eight winter rapeseed cultivars with different gradients of cold tolerance in a pot experiment. Different winter rapeseed cultivars were cultivated in a growth chamber with temperature conditions of 25 ℃, 10 ℃, 2 ℃ and −5 ℃, respectively. The endogenous ABA, GA and chlorophyll contents were measured. Regression analysis showed a significantly negative linear correlation between temperature and endogenous ABA content, with a regression equation of $y = -ax + b$. With decreasing of temperature, the endogenous ABA content increased slightly at 10 ℃ and then drastically at both 2 ℃ and −5 ℃. There were remarkable differences in ABA content among the temperature treatments and interaction of temperature and crop cultivar. The trend in endogenous GA content was the exact contrast of that of ABA, highlighting the antagonism between the both phytohormones. Temperature had no significant effect on endogenous ABA content for temperatures > 0 ℃ in different winter rapeseed cultivars. However, temperature effect on endogenous ABA content of *B. rapa* was more significant than that of *B. napus*, and the cold tolerant cultivar more sensitive at a temperature of −5 ℃. The increase in ABA content contributed to the change in chlorophyll, which initially increased and then decreasing with decreasing temperature, and with an overall declining trend. The response mechanisms between *B. rapa* and *B. napus* were different, which resulted in lower chlorophyll content in *B. rapa* than in *B. napus*. The leaf wilting date of *B. rapa* delayed well into wintering stage, with leaf wilting period of strongly cold resistant varieties occurring early to halt root nutrient uptake. Winter rapeseed root stored enough organic matter to increase its cold resistance and defend against low temperature injury. Thus with decreasing temperature, endogenous ABA content of winter rapeseed leaf increased. However, as chlorophyll degraded, *B. rapa* winter rapeseed leaf withered early, occurring in advance along with high ABA content after low temperature stress. This was the main reason and the stronger characteristic biological performance of *B. rapa* over *B. napus* in terms of cold resistance.

**Keywords** *Brassica rapa* L.; *Brassica napus* L.; Winter rapeseed; Endogenous ABA; Endogenous GA; Chlorophyll; Low temperature stress; Cold resistance



我国的三大类型油菜中，只有白菜型油菜(*Brassica rapa* L.)与甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)中存在强冬性类型，强冬性白菜型冬油菜是最适宜在中国北方严寒区种植的冬油菜类型，是该地区主要的油料作物和生态作物[1−3]，而强冬性的甘蓝型冬油菜则很难在中国北方寒区越冬。强抗寒性是其适应北方寒冷严酷的环境而生存的前提[4−7]。植物激素ABA(脱落酸)是抗寒基因表达的信号分子，对植物抗寒力的调控起重要作用，也称"逆境激素"，能提高植物的抗逆性[8−9]。施用外源ABA可以通过改变植物体内激素间的平衡来诱导抗寒基因的表达，增强其抗寒力[10]。例如，能有效缓解低温胁迫对玉米(*Zea mays* L.)[11−12]、水稻(*Oryza sativa* L.)[13]、甘蔗(*Saccharum officinarum* L.)[14]等植物细胞膜造成的损伤，降低MDA、$GA_3$含量，提高脯氨酸、ABA含量，从而提高抗寒性。在低温锻炼过程中，抗寒性强的品种比抗寒性弱的品种更容易积累ABA[15−16]。如低温胁迫下，抗冷的香蕉(*Musa nana* Lour.)比不抗冷的香蕉积累更高的ABA[17]；高原耐寒性的水稻品种积累的ABA量较敏感品种高[18]；低温胁迫下ABA/GA比值与葡萄(*Vitis vinifera* L.)[19]、栀子(*Gardenia jasminoides* Ellis)[20]品种的抗寒性存在一定的关系，抗寒性强的品种叶片ABA/GA高于抗寒性差的品种，因此ABA/GA可以作为判断品种抗寒性的指标。笔者研究表明，在白菜型冬油菜冬前六叶期用20 mg·L$^{-1}$ ABA溶液喷施叶片可通过增加保护性酶活性和渗透调节性物质含量，减轻叶片的低温伤害，增加低温下叶片叶绿素的含量，提高光合速率，刺激生根，尤其是根的增粗生长，从而提高越冬成活率，增强其抗寒性[21−22]。而且还发现白菜型冬油菜较甘蓝型冬油菜枯叶期提前，枯叶期的变化可能与叶片中激素和叶绿素的变化有关。然而对于低温胁迫下内源激素含量对冬油菜枯叶期的调控和抗寒性的影响尚少见报道。本研究以8份不同抗寒等级的白菜型和甘蓝型冬油菜品种为材料，研究低温胁迫下叶片内源ABA、GA和叶绿素的变化，以期阐明低温胁迫下激素含量对冬油菜枯叶期的调控和对抗寒性的响应，为冬油菜的抗寒性研究提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验材料由甘肃省油菜工程技术研究中心于2002—2015 年在中国北方 12 个省市进行冬油菜的试验示范研究中，筛选出的具有代表性的 8 个不同抗寒等级的冬油菜品种，材料特性如表 1 所示。

表 1　试验材料的特性及来源

Table 1　Names, characters and sources of the tested varieties of *Brassica rapa* L. and *Brassica napus* L.

| 品种 Variety | 类型 Type | 抗寒性 Cold resistance | 来源或选育单位 Source |
|---|---|---|---|
| 陇油 7 号 Longyou 7 | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 超强 Ultra strong | 甘肃农业大学 Gansu Agricultral University |
| 陇油 8 号 Longyou 8 | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 强 Strong | 甘肃农业大学 Gansu Agricultral University |
| 陇油 9 号 Longyou 9 | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 抗寒 Tolerance | 甘肃农业大学 Gansu Agricultral University |
| 延油 2 号 Yanyou 2 | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 耐寒 Good | 延安市农业科学研究所 Yan'an Institute of Agricultural Sciences |
| 天油 2 号 Tianyou 2 | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 弱 Weak | 天水市农业科学研究所 Tianshui Institute of Agricultural Sciences |
| Neib | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 不 No | 欧洲 Europe |
| Vision | 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | 不 No | 欧洲 Europe |
| 美切实 Meiqieshi | 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | 不 No | 欧洲 Europe |



### 1.2　试验设计

试验采用盆栽试验，种子播种于营养钵中，营养钵高 18 cm，直径 15 cm，每盆 4 株，放置于人工气候培养箱中(PRXD-300 型)，25 ℃光照(6 000 Lx)14 h、25 ℃黑暗 10 h，每天浇适量的水。待油菜幼苗长至 5~6 片真叶时进行 25 ℃(CK)、10 ℃、2 ℃和−5 ℃ 4 个温度处理，每个处理 4 盆。处理 3 d 后分别取心叶外第 3 片功能叶放到冰盒中立即进行相关指标的测定。

### 1.3　测定指标与方法

#### 1.3.1　内源 ABA 和 GA 含量的测定

用 Elisa 试剂盒测定叶片中脱落酸(ABA)和赤霉素(GA)的含量。取新鲜叶片，称取重量，加入一定量的 PBS(pH 7.4)将标本匀浆化，离心 20 min 左右(3 000 $r\cdot min^{-1}$)收集上清。分装后根据 Elisa 试剂盒说明书进行测定。

#### 1.3.2　叶片色素含量的测定

叶片色素含量采用 80%的丙酮浸提，取样 0.5 g 浸入 25 mL 80%丙酮提取液中，密封，避光浸提至叶片无色时(约 48 h)测定。用 UV-1601 紫外分光光度计分别在 663 nm、646 nm 和 470 nm 波长处检测 OD 值，按下列公式计算:

$$叶绿素 a(Chl a)=(12.21A_{663}-2.81A_{646})\times V/1\,000W \quad (1)$$

$$叶绿素 b(Chl b)=(20.13A_{646}-5.03A_{663})\times V/1\,000W \quad (2)$$

式中: $A$ 为吸光值，$V$ 为提取液总体积(mL)，$W$ 为叶片鲜重(g)，并计算 Chl a + Chl b、Chl a/Chl b 的值，重复 4 次。

### 1.4　数据处理

利用 Microsoft Excel 2003 作图、制表、回归分析，用 SPSS 19.0 进行方差分析。

## 2　结果与分析

### 2.1　低温胁迫下冬油菜叶片形态的变化

不同温度处理 3 d 后，25 ℃、10 ℃、2 ℃处理的叶片深绿色，旺盛生长，无明显低温伤害表征，这可能是由于短时间的零上低温处理，对冬油菜叶片没有造成明显的伤害。而在−5 ℃下处理 3 d 后，叶片表现出明显的冻害特征，叶柄弯曲，叶片下垂，叶片暗色无光泽(图 1)。




图 1　低温对不同品种冬油菜叶片的伤害

Fig. 1　Injury of low temperature to leaves of different varieties of winter rapeseed

### 2.2　低温胁迫下冬油菜内源 ABA 和 GA 含量方差分析

不同冬油菜品种在不同温度下 ABA 和 GA 含量联合方差分析表明(表 2)，ABA 含量、GA 含量、ABA/GA 比值在不同温度处理间差异达极显著($P<0.001$)，品种间差异不显著($P>0.05$)，而温度与品种互作也达到极显著，说明不同品种间 ABA 含量、GA 含量及 ABA/GA 比值的变化主要是由温度变化引起的。

**表 2　不同冬油菜品种在不同温度下 ABA 和 GA 含量联合方差分析**

Table 2　Combined variance analysis of endogenous ABA and GA contents of different winter rapeseeds varieties at different temperatures

| | | 平方和 Sum of squares | 自由度 Degrees of freedom | 均方 Mean squares | *F* | 显著性 Significance |
|---|---|---|---|---|---|---|
| ABA | 温度 Temperature | 119 731.046 | 3 | 39 910.349 | 62.612*** | 0.000 |
| | 品种 Variety | 3 894.688 | 7 | 556.384 | 0.873 | 0.544 |
| | 温度×品种 Temperature × variety | 13 385.982 | 21 | 637.428 | 9.305*** | 0.000 |
| GA | 温度 Temperature | 868 420.683 | 3 | 289 473.561 | 103.681*** | 0.000 |
| | 品种 Variety | 8 090.481 | 7 | 1 155.783 | 0.414 | 0.883 |
| | 温度×品种 Temperature × variety | 58 631.115 | 21 | 2 791.958 | 18.160*** | 0.000 |
| ABA/GA | 温度 Temperature | 5.137 | 3 | 1.712 | 132.140*** | 0.000 |
| | 品种 Variety | 0.083 | 7 | 0.012 | 0.920 | 0.511 |
| | 温度×品种 Temperature × variety | 0.272 | 21 | 0.013 | 13.959*** | 0.000 |

***表示 0.001 水平差异显著，表 6 同。*** in the table shows significant difference at 0.001 level. The same as the table 6.

**2.3　低温胁迫下冬油菜内源 ABA 含量的变化**

表 3 显示，随着温度的降低，不同品种内源 ABA 含量均呈明显上升趋势。当温度为 25 ℃、10 ℃、2 ℃时，同一温度下，不同品种 ABA 含量无明显差异。但当温度下降到–5 ℃时，总体表现为抗寒性强的品种 ABA 含量高于抗寒性弱的品种，如‘陇油 7 号’>‘陇油 8 号’>‘陇油 9 号’>‘延油 2 号’>‘天油 2 号’。且白菜型和甘蓝型之间也存在明显差异，当温度由 25 ℃降到 10 ℃时，ABA 含量升高不明显，白菜型和甘蓝型之间无明显差异。当温度降到 2 ℃时，ABA 含量迅速升高，且白菜型高于甘蓝型。当温度降到–5 ℃，白菜型的 ABA 升高幅度更加明显，较甘蓝型的差异显著。说明 ABA 含量的变化主要是由温度引起的，且白菜型和甘蓝型冬油菜之间存在不同的变化规律。

**表 3　不同冬油菜品种在不同温度下 ABA 含量的变化**

Table 3　Changes of endogenous ABA contents of different winter rapeseeds varieties at different temperatures　$g \cdot L^{-1}$

| 类型 Type | 品种 Variety | 25 ℃ | 10 ℃ | 2 ℃ | –5 ℃ |
|---|---|---|---|---|---|
| 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 陇油 7 号 Longyou 7 | 218.31±0.77a | 227.61±0.77bc | 241.55±6.97cd | 346.29±10.07a |
| | 陇油 8 号 Longyou 8 | 219.09±5.43a | 220.63±5.43cd | 288.03±8.52a | 342.26±10.07ab |
| | 陇油 9 号 Longyou 9 | 202.82±0.78bc | 225.28±0.78bcd | 226.05±3.87d | 319.79±3.10bc |
| | 延油 2 号 Yanyou 2 | 191.19±5.42c | 253.17±5.42a | 281.83±3.10ab | 311.27±3.87cd |
| | 天油 2 号 Tianyou 2 | 209.01±5.42ab | 243.88±5.42ab | 264.02±5.43bc | 293.46±4.65d |
| | Neib | 199.72±4.65bc | 206.69±4.65d | 247.75±10.07cd | 299.65±2.32cd |
| | 平均 Average | 206.70±1.26bcF | 229.50±2.35bcE | 258.20±2.54bC | 337.60±3.32aA |
| 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | Vision | 198.17±3.10bc | 238.45±3.10abc | 256.27±6.97c | 320.57±8.52bc |
| | 美切实 Meiqieshi | 202.82±4.65bc | 219.86±4.65cd | 226.06±4.65d | 315.56±2.75bc |
| | 平均 Average | 200.50±1.01bcF | 229.20±2.06bcE | 241.20±2.16bD | 317.00±3.08aB |

不同大写字母表示两种类型间差异显著($P$<0.05)，不同小写字母表示温度间差异显著($P$<0.05)，表 4、表 5 和表 7 同。Different capital letters in the table show significant differences at 0.05 level between *Brassica rapa* and *B. napus*, different lowercase letters in the table show significant differences at 0.05 level among different temperatures. The same as the table 4, 5 and 7.

**2.4　低温胁迫下冬油菜内源 GA 含量的变化**

表 4 显示，常温时无论是白菜型还是甘蓝型冬油菜，GA 含量在品种间无明显差异，随着温度的降低，GA 含量呈明显下降趋势，但总体而言，白菜型冬油菜 GA 含量平均值高于甘蓝型冬油菜。当温度下降到–5 ℃时，白菜型冬油菜 GA 含量下降的更快，使甘蓝型冬油菜 GA 含量高于白菜型冬油菜。说明降温过程中白菜型冬油菜 GA 含量变化对低温更敏感。

**2.5　低温胁迫下冬油菜 ABA/GA 比值的变化**

表 5 显示，随着温度的降低，不同品种 ABA/GA 比值均呈明显上升的趋势，在 0 ℃以上的低温时，白菜型和甘蓝型之间无明显差异，而当温度降低到–5 ℃时，不同品种间 ABA/GA 比值存在明显差异，总体表现出抗寒性强的品种 ABA/GA 比值高于弱抗寒性品种，且白菜型的远高于甘蓝型的，且差异显著。

表 4　不同冬油菜品种在不同温度下 **GA** 含量变化

Table 4　Changes of endogenous GA contents of different winter rapeseeds varieties at different temperatures　$g\cdot L^{-1}$

| 类型 Type | 品种 Variety | 25 ℃ | 10 ℃ | 2 ℃ | −5 ℃ |
|---|---|---|---|---|---|
| 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 陇油 7 号 Longyou 7 | 575.83±12.00b | 377.81±4.80cd | 285.60±8.21d | 284.19±3.60cd |
| | 陇油 8 号 Longyou 8 | 626.24±14.40a | 425.81±2.40ab | 356.20±9.60abc | 267.39±0.00d |
| | 陇油 9 号 Longyou 9 | 623.84±8.40a | 375.41±13.21d | 364.61±6.00ab | 291.39±4.80c |
| | 延油 2 号 Yanyou 2 | 613.04±10.80a | 413.81±8.40ab | 391.01±14.40a | 239.79±1.20e |
| | 天油 2 号 Tianyou 2 | 565.03±0.00b | 371.81±7.20d | 364.60±14.40ab | 247.20±9.60e |
| | Neib | 635.84±8.40a | 430.61±10.80a | 307.00±8.40d | 231.39±9.60e |
| | 平均 Average | 606.64±6.35aA | 399.21±8.25bC | 344.84±7.56cD | 271.39±5.64dE |
| 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | Vision | 572.23±9.60b | 403.01±6.00bc | 322.60±15.60cd | 328.60±7.20b |
| | 美切实 Meiqieshi | 569.83±4.80b | 370.61±4.81d | 347.80±6.00bc | 365.80±0.00a |
| | 平均 Average | 571.03±5.23aB | 386.81±4.58bC | 335.21±5.25cD | 347.20±3.46cD |

表 5　不同冬油菜品种在不同温度下 **ABA/GA** 比值的变化

Table 5　Changes of ratio of endogenous ABA/GA of different winter rapeseeds varieties at different temperatures

| 类型 Type | 品种 Variety | 25 ℃ | 10 ℃ | 2 ℃ | −5 ℃ |
|---|---|---|---|---|---|
| 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 陇油 7 号 Longyou 7 | 0.38±0.01a | 0.60±0.01b | 0.85±0.05a | 1.30±0.04a |
| | 陇油 8 号 Longyou 8 | 0.35±0.00bc | 0.52±0.01c | 0.81±0.00ab | 1.16±0.01bc |
| | 陇油 9 号 Longyou 9 | 0.33±0.00d | 0.60±0.03b | 0.62±0.00c | 1.10±0.03cd |
| | 延油 2 号 Yanyou 2 | 0.31±0.00d | 0.61±0.01ab | 0.72±0.03bc | 1.12±0.01cd |
| | 天油 2 号 Tianyou 2 | 0.37±0.01ab | 0.66±0.03a | 0.73±0.04bc | 1.07±0.00d |
| | Neib | 0.31±0.00d | 0.48±0.00c | 0.71±0.01bc | 1.02±0.02d |
| | 平均 Average | 0.34±0.00dE | 0.57±0.01cD | 0.75±0.01bC | 1.17±0.01aA |
| 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | Vision | 0.35±0.00c | 0.59±0.00b | 0.80±0.06ab | 0.98±0.00e |
| | 美切实 Meiqieshi | 0.36±0.01bc | 0.59±0.01b | 0.65±0.00c | 0.95±0.01e |
| | 平均 Average | 0.35±0.00dE | 0.59±0.00cD | 0.72±0.01bC | 0.96±0.00aB |

### 2.6　低温胁迫下冬油菜叶绿素含量的变化

不同冬油菜品种在不同温度下叶片色素含量方差分析显示(表 6)，叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量(叶绿素 a+叶绿素 b)在温度处理间差异达到显著($P$<0.05)，品种间差异不显著($P$>0.05)，温度和品种互作差异达极显著($P$<0.001)。叶绿素 a/叶绿素 b 无论温度间或温度与品种间互作差异均达到极显著，且随温度的降低呈降低的趋势，甘蓝型冬油菜的变化更加剧烈(表 7)。叶绿素 a/叶绿素 b 的比值可反映叶绿体类囊体的垛叠程度，叶绿素 a/叶绿素 b 的比

表 6　不同冬油菜品种在不同温度下叶片色素含量方差分析

Table 6　Variance analysis of chlorophyll of different winter rapeseeds varieties at different temperatures

| | | 平方和 SS Sum of squares | 自由度 Df Degrees of freedom | 均方 MS Mean squares | $F$ | 显著性 Significance |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Chla | 温度 Temperature | 0.957 | 3 | 0.319 | $3.435^{*}$ | 0.036 |
| | 品种 Variety | 0.907 | 7 | 0.130 | 1.396 | 0.259 |
| | 温度×品种 Temperature × variety | 1.950 | 21 | 0.093 | $16.366^{***}$ | 0.000 |
| Chlb | 温度 Temperature | 0.103 | 3 | 0.034 | $4.590^{*}$ | 0.013 |
| | 品种 Variety | 0.114 | 7 | 0.016 | 2.185 | 0.078 |
| | 温度×品种 Temperature × variety | 0.157 | 21 | 0.007 | $6.068^{***}$ | 0.000 |
| Chla+Chlb | 温度 Temperature | 1.626 | 3 | 0.542 | $3.683^{*}$ | 0.028 |
| | 品种 Variety | 1.595 | 7 | 0.228 | 1.548 | 0.206 |
| | 温度×品种 Temperature × variety | 3.091 | 21 | 0.147 | $15.357^{***}$ | 0.000 |
| Chla/Chlb | 温度 Temperature | 0.839 | 3 | 0.280 | $10.319^{***}$ | 0.000 |
| | 品种 Variety | 0.662 | 7 | 0.095 | $3.490^{*}$ | 0.012 |
| | 温度×品种 Temperature × variety | 0.569 | 21 | 0.027 | $2.621^{**}$ | 0.001 |

表 7 不同冬油菜品种在不同温度下的叶绿素含量变化分析

Table 7 Changes of chlorophyll contents of different winter rapeseeds varieties at different temperatures

| 指标 Index | 类型 Type | 品种 Variety | 25 ℃ | 10 ℃ | 2 ℃ | −5 ℃ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Chla | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 陇油 7 号 Longyou 7 | 1.286±0.007e | 0.592±0.014cd | 0.679±0.029cd | 0.962±0.057b |
| | | 陇油 8 号 Longyou 8 | 1.241±0.016bc | 0.625±0.009bcd | 0.760±0.068bc | 0.879±0.059bc |
| | | 陇油 9 号 Longyou 9 | 0.847±0.012e | 0.625±0.013bcd | 0.529±0.020cd | 0.745±0.023d |
| | | 延油 2 号 Yanyou 2 | 0.863±0.013cd | 0.603±0.040cd | 0.653±0.070d | 0.757±0.026d |
| | | 天油 2 号 Tianyou 2 | 0.706±0.019e | 0.694±0.008ab | 0.857±0.009b | 0.672±0.046d |
| | | Neib | 1.036±0.088a | 0.767±0.036a | 0.620±0.029cd | 0.771±0.028cd |
| | | 平均 Average | 1.000±0.026aC | 0.669±0.025cD | 0.683±0.035cCD | 0.798± 0.024bC |
| | 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | Vision | 0.823±0.021d | 0.680±0.047bc | 1.064±0.053a | 1.124±0.011a |
| | | 美切实 Meiqieshi | 1.028±0.011b | 0.570±0.026d | 0.831±0.069b | 1.078±0.037a |
| | | 平均 Average | 1.330±0.012aA | 0.575± 0.004cD | 0.947±0.025bB | 1.101±0.035aB |
| Chlb | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 陇油 7 号 Longyou 7 | 0.468±0.042d | 0.239±0.006ab | 0.261±0.025bcd | 0.311±0.025b |
| | | 陇油 8 号 Longyou 8 | 0.447±0.005b | 0.215±0.011bc | 0.251±0.022bcde | 0.263±0.009c |
| | | 陇油 9 号 Longyou 9 | 0.386±0.017cd | 0.217±0.005bc | 0.198±0.007e | 0.226±0.010c |
| | | 延油 2 号 Yanyou 2 | 0.372±0.022bc | 0.253±0.003a | 0.232±0.026cde | 0.263±0.015c |
| | | 天油 2 号 Tianyou 2 | 0.328±0.016bcd | 0.253±0.014a | 0.284±0.008bc | 0.233±0.016c |
| | | Neib | 0.316±0.013bcd | 0.244±0.009ab | 0.222±0.007de | 0.262±0.015c |
| | | 平均 Average | 0.390±0.019aA | 0.237±0.008bcCD | 0.241±0.016bcCD | 0.260±0.015bB |
| | 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | Vision | 0.293±0.008bcd | 0.206±0.012c | 0.355±0.009a | 0.325±0.015a |
| | | 美切实 Meiqieshi | 0.432±0.041a | 0.215±0.014bc | 0.300±0.021b | 0.324±0.011a |
| | | 平均 Average | 0.363±0.024aAB | 0.211±0.013cD | 0.327±0.015bAB | 0.324±0.013bAB |
| Chla+Chlb | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 陇油 7 号 Longyou 7 | 1.397±0.046d | 0.865±0.015bc | 0.940±0.054bc | 1.273±0.082b |
| | | 陇油 8 号 Longyou 8 | 1.387±0.019b | 0.832±0.007c | 1.011±0.091bc | 1.142±0.067bc |
| | | 陇油 9 号 Longyou 9 | 1.295±0.026d | 0.813±0.040c | 0.727±0.018d | 0.971±0.031d |
| | | 延油 2 号 Yanyou 2 | 1.195±0.032bc | 0.951±0.008ab | 0.885±0.096cd | 1.020±0.027cd |
| | | 天油 2 号 Tianyou 2 | 1.176±0.030d | 0.999±0.057a | 1.141±0.016b | 0.905±0.061d |
| | | Neib | 1.256±0.076a | 0.977±0.021a | 0.841±0.034cd | 1.033±0.042cd |
| | | 平均 Average | 1.284±0.038aB | 0.906±0.025cE | 0.924±0.051cDE | 1.057±0.052bCD |
| | 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | Vision | 1.316±0.028a | 0.782±0.034c | 1.418±0.062a | 1.168±0.023a |
| | | 美切实 Meiqieshi | 1.460±0.046a | 0.790±0.037c | 1.131±0.090b | 1.242±0.046a |
| | | 平均 Average | 1.388±0.037aA | 0.786±0.036cC | 1.274±0.076bB | 1.205±0.035bB |
| Chla/Chlb | 白菜型油菜 *Brassica rapa* | 陇油 7 号 Longyou 7 | 1.171±0.160a | 0.824±0.019a | 0.818±0.099ab | 0.642±0.014 |
| | | 陇油 8 号 Longyou 8 | 0.765±0.024bc | 0.749±0.021c | 0.647±0.005c | 0.614±0.048b |
| | | 陇油 9 号 Longyou 9 | 0.887±0.059bc | 0.722±0.022cd | 0.769±0.063abc | 0.575±0.015b |
| | | 延油 2 号 Yanyou 2 | 0.901±0.072bc | 0.752±0.005c | 0.717±0.010abc | 0.813±0.112a |
| | | 天油 2 号 Tianyou 2 | 0.831±0.045bc | 0.689±0.011d | 0.680±0.017bc | 0.632±0.012b |
| | | Neib | 0.655±0.029c | 0.761±0.009c | 0.714±0.028abc | 0.666±0.015b |
| | | 平均 Average | 0.868±0.065aAB | 0.749±0.014bCD | 0.724±0.037bCD | 0.657±0.036cD |
| | 甘蓝型油菜 *Brassica napus* | Vision | 0.939±0.008ab | 0.914±0.014b | 0.745±0.009abc | 0.715±0.015ab |
| | | 美切实 Meiqieshi | 0.996±0.103ab | 0.979±0.034a | 0.841±0.020a | 0.721±0.012ab |
| | | 平均 Average | 0.968±0.056aA | 0.947±0.024aA | 0.793±0.015bBC | 0.718±0.013bD |

值越小，叶绿体损伤越严重，光抑制也越严重。本研究表明，随着温度的降低，叶绿素 a/叶绿素 b 的比值降低，但白菜型的降低幅度较小，说明与甘蓝型相比，白菜型冬油菜叶绿体损伤较小。叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素、总叶绿素含量随着温度的降低呈先降低后升高的趋势，且甘蓝型冬油菜降低的快，升高的也快(表 7)。

### 2.7 温度、ABA 含量和叶绿素含量回归分析

回归分析表明，在−5~25 ℃的温度范围内，随着温度的降低，温度和 ABA 含量呈负相关，回归

方程符合 $y=-ax+b$(图 2a)。白菜型和甘蓝型冬油菜温度和叶绿素之间存在不同的线性关系(图 2b)，随着温度的降低，白菜型冬油菜叶绿素含量降低，回归方程为 $y=0.001\,9x+0.977\,5$。甘蓝型冬油菜叶绿素含量反而有升高的趋势，回归方程为 $y=-0.006\,5x+1.255\,2$。白菜型和甘蓝型冬油菜 ABA 和叶绿素之间也存在不同的线性关系(图 2c，2d)，在一定的 ABA 范围内，随着 ABA 含量的升高，白菜型冬油菜叶绿素含量升高不明显，而甘蓝型则迅速升高。

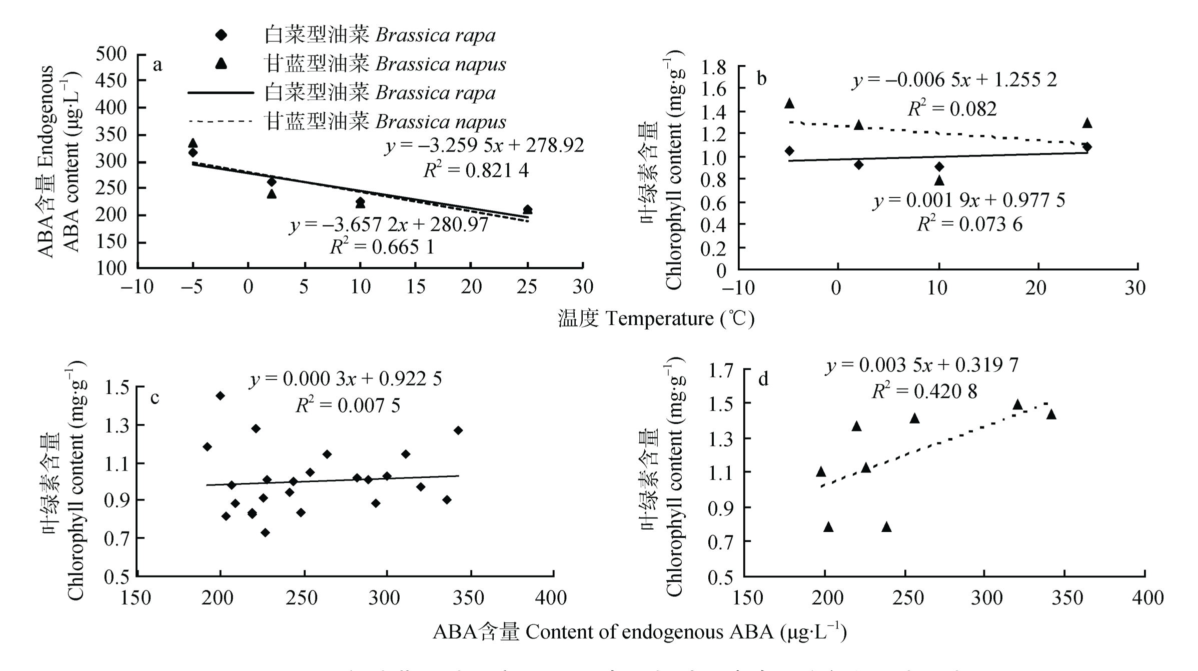



**图 2　不同冬油菜品种温度、ABA 含量与叶绿素含量之间的回归分析**

Fig. 2　Regression analysis among temperature, endogenous ABA content and chlorophyll content of different types of winter rapeseeds

a、b、c 和 d 分别为温度与 ABA 含量、温度与叶绿素含量、白菜型冬油菜 ABA 含量与叶绿素含量、甘蓝型冬油菜 ABA 含量与叶绿素含量的回归曲线。a: regression analysis between temperature and ABA content; b: regression analysis between temperature and chlorophyll content; c: regression analysis between endogenous ABA content and chlorophyll content of *Brassica napus*; d: regression analysis between content of endogenous ABA and chlorophyll content of *Brassica napus*.

## 3　讨论与结论

### 3.1　低温是引起冬油菜内源 ABA 和 GA 变化的主要原因

植物正常的生长发育对温度范围有一定的要求，当环境温度低于植物的最适温度，就会影响植物的生长发育甚至造成植物死亡[23]。脱落酸(ABA)在植物的生长发育和环境胁迫响应等过程中具有重要作用，植物在干旱、寒冷、酷热、盐渍、水涝、缺氧、病原物侵染等环境胁迫下，ABA 含量迅速升高[24]。本研究结果表明，随着温度的降低内源 ABA 含量明显升高，由于激素间的拮抗作用，ABA 升高的同时，GA 降低，ABA 和 GA 含量的变化引起 ABA/GA 比值的变化。方差分析显示，温度处理间、温度和品种互作差异显著，而品种间差异不显著，说明不同品种内源 ABA、GA 及 ABA/GA 比值的差异主要是由温度引起的。田小霞等[25]研究低温条件下不同抗寒性薰衣草(*Lavandula angustifolia* Mill.)内源激素的变化，结果表明，两种不同抗寒性薰衣草叶片的 ABA 含量随气温的降低均表现为先升高后降低的趋势，但 $GA_3$ 表现为持续下降的趋势，内源激素含量的变化主要是由温度引起的。李春燕等[26]发现冬小麦(*Triticum aestivum* L.)拔节期–3 ℃和–5 ℃低温胁迫后 ABA 含量明显升高，GA 含量明显降低，ABA 和 GA 含量的变化与温度有直接的关系。这与本研究结果类似。

### 3.2　ABA 对白菜型与甘蓝型冬油菜抗寒性具有调控作用

冬季来临，温度降低，植物停止生长，进入休眠，叶片的黄化枯萎受 ABA 的调控，ABA 可促进叶片的脱落，促进休眠，这本身就是植物对低温逆境的一种适应性。中国北方地区，12 月中下旬白菜型冬油菜停止生长，叶片黄化，进入枯叶期，且不同品种枯叶期存在差异，尤其抗寒性强的品种枯叶期提前，白菜型和甘蓝型之间更是差异明显[27–28]。本研究结果显示，随着温度的降低，ABA 含量明显升高。当温度为 25 ℃、10 ℃和 2 ℃时，同一温度下，不同品种 ABA 含量无明显差异。但当温度下降到–5 ℃时，总体表现为白菜型冬油菜 ABA 含量明显高于甘

蓝型，抗寒性强的品种 ABA 含量高于弱抗寒性品种。说明 ABA 对冬油菜抗寒性具有重要的调控作用，且作用主要发生在零下低温时。田小霞等[25]发现对薰衣草越冬起重要作用的内源激素是 ABA。魏湜等[29]研究发现玉米(*Zea mays* L.)幼苗低温胁迫下 ABA 显著高于对照，IAA 变化不显著，GA 减少，表明品种间对低温存在抗(耐)性差异，通过内源激素调节可保持根系正常生长，其中 ABA 在缓解低温胁迫伤害中起关键作用。杨佳明等[30]表明低温下黄瓜(*Cucumis sativus* L.)材料叶片中 ABA 和 $GA_3$ 含量均有不同程度增加，耐低温性材料越强，其增加的幅度越大，内源激素含量与耐低温性的关系密切，可作为黄瓜耐低温性的间接鉴定指标之一。王兴等[31]表明抗寒性强的‘东农冬麦 1 号’各器官中的 ABA、ZR、IAA 含量均高于抗寒性弱的‘济麦 22’，对冬小麦安全越冬起重要作用的内源激素是 ABA。上述研究与本研究结果类似。

### 3.3 枯叶期提前是白菜型冬油菜抗寒性强于甘蓝型冬油菜的生物学特性表现

叶绿素是植物叶片进行光合作用的重要物质，其含量的高低在某种程度上与光合作用效能高低相关，低温削弱植物通过光合作用利用光能的能力，低温下，叶绿素合成受到抑制，含量降低[32−33]。本研究显示，当温度降到10 ℃时，叶绿素含量降低，这主要是随着温度的降低，叶绿素合成受到抑制和叶绿素降解加快。但当温度再降低时，叶绿素含量反而升高，主要是由于经过一定的低温胁迫之后，冬油菜为适应低温环境而向抗寒机制转化[34]，或启动了抗寒基因，使冬油菜抗寒性增强，叶绿素继续合成，但是由于ABA含量的增加又促进了叶片的黄化，这种作用白菜型冬油菜表现的更加明显，因此白菜型冬油菜叶绿素含量低于甘蓝型冬油菜。回归分析也显示，ABA含量与甘蓝型冬油菜叶绿素含量存在正相关的线性关系，这种关系在白菜型冬油菜中则不明显，这正好可合理地解释白菜型冬油菜枯叶期提前的现象。白菜型冬油菜枯叶期早于甘蓝型冬油菜，白菜型冬油菜受冻以后气孔仍然张开，产生无效的光合作用，不产生光合有机物，而植株地上部的生长所需的营养要靠根部供给，但是根是冬油菜越冬的惟一器官，抗寒性强的品种枯叶期提前就避免了地下根部营养物质的消耗，冬前根部可贮存更多有机物，根部大量有机物储备是漫长越冬期维持其基础代谢消耗和抵御低温侵袭的能量保障，是形成强抗寒能力的物质基础，有利于安全越冬。这也是由于白菜型冬油菜为了御寒和避寒，自身产生的一种调节机制，说明ABA对冬油菜枯叶期有明显调控作用，枯叶期提前是白菜型冬油菜抗寒性强于甘蓝型冬油菜的生物学特性表现。

### 3.4 白菜型和甘蓝型冬油菜抗寒性研究展望

杨宁宁等[7]致力于多年的冬油菜品种选育和抗寒性研究，从形态学、生理生化、解剖学、分子水平等对冬油菜抗寒性进行了探讨并指出，抗寒性强的品种幼苗匍匐生长，叶色深绿色，栅栏比小，气孔面积小；光合产物优先分配给地下部分，使其建立庞大的根系，为安全越冬和翌年及时返青提供保障[35]；低温胁迫下抗氧化酶活性和渗透物质含量高[36]；克隆了几个逆境调控相关基因[37]。同时总结了一套适宜北方寒旱区的冬油菜栽培技术[5]。但这些表观遗传学特征不能从本质上阐明冬油菜抗寒的机理。因此笔者提出以下几点冬油菜抗寒研究展望，这也是后续冬油菜抗寒性机理研究的重要课题。

1)抗寒性强的品种枯叶期提前，主要受 ABA 的调控。本研究结果表明，低温胁迫后 ABA 增加和叶绿素含量降低是白菜型冬油菜枯叶期提前的原因，也是其抗寒性强于甘蓝型的客观表现之一。

2)抗寒性强的品种生长点凹陷。中国北方冬季长而严寒，该地区对品种的抗寒性要求十分苛刻。抗寒性强的品种幼苗形态方面突出表现为幼苗匍匐贴地生长，生长点洼陷低于地表，幼苗的这种形态特征可避免寒冷空气对幼苗的直接伤害，而抗寒性弱的品种苗期幼苗直立生长，生长点凸出高于地表，容易遭受寒冷空气的冻害。

3)根系是冬油菜越冬的惟一营养器官。白菜型冬油菜为直根系，根长且根颈大，而甘蓝型冬油菜根小且木质化较重；冬油菜越冬期地上部分全部干枯停止生长，但生长点仍在生长、花芽分化仍在进行，冬油菜能否利用冬前有限的光热资源进行光合作用建立庞大的根系，是冬油菜安全越冬及冬后营养体重建的前提。

4)抗冻蛋白的研究。冬油菜在受到低温胁迫后可能形成新的抗冻蛋白，改变细胞冰晶形态，来抵御冻害。

5)抗寒基因的研究。存在何种抗寒基因，或通过低温驯化启动了何种抗寒基因也是冬油菜抗寒性研究的重要课题。

## 4 结论

随着温度的降低，内源 ABA 含量明显升高，且抗寒性强的品种含量高于抗寒性较弱的品种。方差分析显示，温度处理间、温度和品种互作间差异显

著，而品种间差异不显著，不同品种间的差异主要是由温度引起的。ABA 含量的升高导致叶绿素含量的变化，这种作用使白菜型冬油菜叶绿素含量低于甘蓝型冬油菜，使白菜型冬油菜枯叶期提前。枯叶期提前和低温胁迫后 ABA 含量升高是白菜型冬油菜抗寒性强于甘蓝型冬油菜的主要原因。

## 参考文献 References


[1] 刘海卿，孙万仓，刘自刚，等. 北方旱寒区白菜型冬油菜品种抗寒性与适应性分析[J]. 西北农业学报，2014，23(6): 109–117
Liu H Q, Sun W C, Liu Z G, et al. Analysis of cold hardness adaptability of winter rapeseed (*Brassica rapa* L.) in the cold and arid regions of northern China[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23(6): 109–117

[2] 刘海卿，孙万仓，刘自刚，等. 北方不同生态区白菜型冬油菜农艺性状变化分析[J]. 中国生态农业学报，2015，23(6): 694–704
Liu H Q, Sun W C, Liu Z G, et al. Analysis of agronomic traits of winter rapeseed (*Brassica campestris* L.) in different ecological areas of North China[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2015, 23(6): 694–704

[3] 王学芳，孙万仓，李孝泽，等. 我国北方风蚀区冬油菜抗风蚀效果[J]. 生态学报, 2009, 29(12): 6572–6577
Wang X F, Sun W C, Li X Z, et al. Wind erosion-resistance of fields planted with winter rapeseed in the wind erosion region of northern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6572–6577

[4] 刘海卿，孙万仓，刘自刚，等. 北方寒旱区白菜型冬油菜的越冬安全性及经济效益和生态效益[J]. 应用生态学报，2015, 26(10): 3035–3044
Liu H Q, Sun W C, Liu Z G, et al. Safe wintering and economic and ecological benefit of winter rapeseed in dry and cold areas of Northern China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(10): 3035–3044

[5] 孙万仓. 北方旱寒区冬油菜栽培技术[M]. 北京：中国农业出版社, 2013
Sun W C. Cultivation Techniques of Winter Rapeseed (*Brassica campestris* L.) in Cold and Arid Regions of North China[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2013

[6] 孙万仓，马卫国，雷建民，等. 冬油菜在西北旱寒区的适应性和北移的可行性研究[J]. 中国农业科学，2007，40(12): 2716–2726
Sun W C, Ma W G, Lei J M, et al. Study on adaptation and introduction possibility of winter rapeseed to dry and cold areas in Northwest China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(12): 2716–2726

[7] 杨宁宁，孙万仓，刘自刚，等. 北方冬油菜抗寒性的形态与生理机制[J]. 中国农业科学, 2014, 47(3): 452–461
Yang N N, Sun W C, Liu Z G, et al. Morphological characters and physiological mechanisms of cold resistance of winter rapeseed in northern China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(3): 452–461

[8] 赵春江，康书江，王纪华，等. 植物内源激素与不同基因型小麦抗寒性关系的研究[J]. 华北农学报, 2000, 15(3): 51–54
Zhao C J, Kang S J, Wang J H, et al. Study on relations between plant endogenous hormones and cold resistance in wheat[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2000, 15(3): 51–54

[9] 卢少云，郭振飞. 草坪草逆境生理研究进展[J]. 草业学报, 2003, 12(4): 7–13
Lu S Y, Guo Z F. Physiological responses of turfgrass to abiotic stresses[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2003, 12(4): 7–13

[10] 卢少云，陈斯曼，陈斯平，等. ABA、多效唑和烯效唑提高狗牙根抗旱性的效应[J]. 草业学报, 2003, 12(3): 100–104
Lu S Y, Chen S M, Chen S P, et al. Effects of ABA, paclobutrazol and uniconazole on the drought resistance of bermudagrass[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2003, 12(3): 100–104

[11] Anderson M D, Prasad T K, Martin B A, et al. Differential gene expression in chilling-acclimated maize seedlings and evidence for the involvement of abscisic acid in chilling tolerance[J]. Plant Physiology, 1994, 105(1): 331–339

[12] 周碧燕，梁立峰，黄辉白，等. 低温和多效唑对香蕉及大蕉超氧物歧化酶和脱落酸的影响[J]. 园艺学报，1995，22(4): 331–335
Zhou B Y, Liang L F, Huang H B. Effect of low temperature and paclobutrazol on superoxide dismutase and abscisic acid of bananas (*Musa* spp.)[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1995, 22(4): 331–335

[13] 刘春玲，陈慧萍，刘娥娥，等. 水稻品种对几种逆境的多重耐性及与 ABA 的关系[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 725–729
Liu C L, Chen H P, Liu E E, et al. Multiple tolerance of rice to abiotic stresses and its relationship with ABA accumulation[J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(5): 725–729

[14] 黄杏，陈明辉，杨丽涛. 低温胁迫下外源 ABA 对甘蔗幼苗抗寒性及内源激素的影响[J]. 华中农业大学学报，2013, 32(4): 6–11
Huang X, Chen M H, Yang L T. Effects of exogenous abscisic acid on cell membrane and endogenous hormones contents in leaves of sugarcane seedling under cold stress[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2013, 32(4): 6–11

[15] Nayyar H, Bains T, Kumar S. Low temperature induced floral abortion in chickpea: Relationship to abscisic acid and cryoprotectants in reproductive organs[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53(1): 39–47

[16] 田士林，李莉. 低温处理对小麦叶片中 ABA 含量的影响[J]. 湖北农业科学, 2007, 46(5): 697–698
Tian S L, Li L. Influence of low temperature on ABA content in wheat leaves[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2007, 46(5): 697–698

[17] Prasad T K, Anderson M D, Martin B A, et al. Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide[J]. Plant Cell, 1994, 6(1): 65–74

[18] 陈善娜，郭浙红，沈云光，等. 在低温胁迫下外源 ABA 对高原水稻自由基清除系统的影响[J]. 云南大学学报：自然科学版, 1996, 18(2): 167–172
Chen S N, Guo Z H, Shen Y G, et al. The effect of exogenous ABA on the scavenging systems of oxygen free radical of plateau rice seedlings in chilling stress[J]. Journal of Yunnan University, 1996, 18(2): 167–172

[19] 曲凌慧，林志强，车永梅，等. 三个葡萄品种叶片中激素变化与抗寒性关系的研究[J]. 北方园艺, 2009(6): 1–5
Qu L H, Lin Z Q, Che Y M, et al. Study on relationship of

hormone changes and chilling resistance in leaves from one-year-old twigs of grape cultivars[J]. Northern Horticulture, 2009(6): 1–5

[20] 严寒静, 谈锋. 自然降温过程中栀子叶片脱落酸, 赤霉素与低温半致死温度的关系[J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2001, 26(2): 195–199
Yan H J, Tan F. The relation between abscisic acid, gibberellic acid and semi-lethal temperature of *Gardenia jasminoides* Ellis leaves as temperature fell[J]. Journal of Southwest China Normal University: Natural Science, 2001, 26(2): 195–199

[21] 武军艳, 刘海卿, 孙万仓, 等. 苗期喷施外源脱落酸对北方白菜型冬油菜越冬生理的影响[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(3): 310–315
Wu J Y, Liu H Q, Sun W C, et al. Exogenous ABA effect on physiology of winter rapeseed (*Brassica rapa* L.) seedling in northern China[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(3): 310–315

[22] 刘海卿, 武军艳, 孙万仓, 等. 不同叶龄期叶面喷施 ABA 对北方白菜型冬油菜抗寒性的影响[J]. 草业学报, 2015, 24(9): 173–180
Liu H Q, Wu J Y, Sun W C, et al. Effect of exogenous abscisic acid on the cold resistance of *Brassica rapa* cv. Longyou (winter rape) 8 cultivated at different foliar in northern China[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(9): 173–180

[23] Thomashow M F. Plant cold acclimation: Freezing tolerance genes and regulatory mechanisms[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 571–599

[24] Kurepin L V, Ivanov A G, Zaman M, et al. Stress-related hormones and glycinebetaine interplay in protection of photosynthesis under abiotic stress conditions[J]. Photosynthesis Research, 2015, 126(2/3): 221–235

[25] 田小霞, 孟林, 毛培春, 等. 低温条件下不同抗寒性薰衣草内源激素的变化[J]. 植物生理学报, 2014, 50(11): 1669–1674
Tian X X, Meng L, Mao P C, et al. Changes of endogenous hormones of lavender varieties with different cold-resistances under low temperature[J]. Plant Physiology Journal, 2014, 50(11): 1669–1674

[26] 李春燕, 徐雯, 刘立伟, 等. 低温条件下拔节期小麦叶片内源激素含量和抗氧化酶活性的变化[J]. 应用生态学报, 2015, 26(7): 2015–2022
Li C Y, Xu W, Liu L W, et al. Changes of endogenous hormone contents and antioxidative enzyme activities in wheat leaves under low temperature stress at jointing stage[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(7): 2015–2022

[27] 孙万仓, 武军艳, 方彦, 等. 北方旱寒区北移冬油菜生长发育特性[J]. 作物学报, 2010, 36(12): 2124–2134
Sun W C, Wu J Y, Fang Y, et al. Growth and development characteristics of winter rapeseed northern-extended from the cold and arid regions in China[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(12): 2124–2134

[28] 陈姣荣, 孙万仓, 方彦, 等. 白菜型冬油菜在北方寒旱区的适应性分析[J]. 干旱地区农业研究, 2012, 30(6): 17–22
Chen J R, Sun W C, Fang Y, et al. Analysis of adaptility of *Brassica rapa* winter rape cultivars in cold and dry regions of North China[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2012, 30(6): 17–22

[29] 魏湜, 罗宁, 李晶, 等. 低温胁迫下玉米苗期根系保护酶活性及内源激素变化[J]. 东北农业大学学报, 2014, 45(9): 1–8
Wei S, Luo N, Li J, et al. Change of the root protective enzyme activities and endogenous hormones of maize seedling under low-temperature stress[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2014, 45(9): 1–8

[30] 杨佳明, 司龙亭, 闫世江, 等. 黄瓜叶片内源激素含量与耐低温性的关系研究[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(11): 4940–4941
Yang J M, Si L T, Yan S J, et al. Relationship between endogenous hormone contents in leaf and low temperature tolerance in cucumber[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 37(11): 4940–4941

[31] 王兴, 王晶, 杨阳, 等. 低温条件下不同抗寒性冬小麦内源激素的变化[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(5): 827–831
Wang X, Wang J, Yang Y, et al. Changes of endogenous hormones of winter wheat varieties with different cold-resistances under low temperature[J]. Journal of Triticeae Crops, 2009, 29(5): 827–831

[32] 何云, 李贤伟, 龚伟. 2 种野生岩生植物叶片游离脯氨酸和叶绿素含量对低温胁迫的响应[J]. 江苏农业科学, 2011, 39(5): 473–476
He Y, Li X W, Gong W. Response to low temperature stress on leaf free proline and chlorophyll content of 2 kinds of wild rock plant[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2011, 39(5): 473–476

[33] 孙治强, 张强, 张惠梅. 低温弱光对番茄叶绿素含量变化的影响[J]. 华北农学报, 2005, 20(1): 82–85
Sun Z Q, Zhang Q, Zhang H M. Effect of low temperature and poor light on chlorophyll content of tomato[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2005, 20(1): 82–85

[34] 刘自刚, 孙万仓, 杨宁宁, 等. 冬前低温胁迫下白菜型冬油菜抗寒性的形态及生理特征[J]. 中国农业科学, 2013, 46(22): 4679–4687
Liu Z G, Sun W C, Yang N N, et al. Morphology and physiological characteristics of cultivars with different levels of cold-resistance in winter rapeseed (*Brassica campestris* L.) during cold acclimation[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(22): 4679–4687

[35] 刘自刚, 张长生, 孙万仓, 等. 不同生态区冬前低温下白菜型冬油菜不同抗寒品种(系)的比较[J]. 作物学报, 2014, 40(2): 346–354
Liu Z G, Zhang C S, Sun W C, et al. Comparison of winter rapeseed varieties (lines) with different cold resistance planted in the northern-extending regions in China under low temperature before winter[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(2): 346–354

[36] 史鹏辉, 孙万仓, 赵彩霞. 低温下抗氧化酶活性与冬油菜根细胞结冰关系的初步研究[J]. 西北植物学报, 2013, 33(2): 329–335
Shi P H, Sun W C, Zhao C X. Preliminary study on the relation of antioxidant enzyme activities at low temperature and the ice formation in root cells of winter rapeseed[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(2): 329–335

[37] 曾秀存, 孙万仓, 方彦. 白菜型冬油菜抗坏血酸过氧化物酶(APX)基因的克隆、表达及其活性分析[J]. 作物学报, 2013, 39(8): 1400–1408
Zeng X C, Sun W C, Fang Y. Cloning, expression, and activity analysis of ascorbate peroxidase (APX) gene from winter turnip rape (*Brassica campestris* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(8): 1400–1408